用非线性模型估测恒温和变温下棉铃虫蛹的发育率

吴坤君[1], 龚佩瑜[1], 阮永明[1,2]
(1. 中国科学院动物研究所,北京　100101; 2. 浙江师范大学化学与生命科学学院,浙江金华　321004)

摘要: 为了深入分析和探讨昆虫发育与环境温度的关系, 在恒温(15 ~37℃)和交替变温(12/18 ~34/40℃)下测定了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 蛹的发育历期(d),分别用线性模型和非线性模型(Logan 模型、Lactin 模型和王氏模型)拟合其发育率(1/d)数据。结果表明,这 3 个非线性模型能更准确地描述发育率与温度之间的曲线关系,判定系数(R^2)在 0.9878 ~0.9991 之间。对全部观测数据的进一步研究表明,只要有 6 个分布合适的观测数据,就可以用这些非线性模型获得相当满意的估测效果。如果缺乏高温下的测定数据,用非线性模型预测的昆虫发育率可能失真。分析了蛹在恒温和变温下发育率差异的可能原因,讨论了应用这 3 个非线性模型预测蛹期发育的优点和缺点,指出用非线性模型取代线性日·度模型进行害虫发生预测和益虫饲养管理的合理性和必要性。

关键词: 棉铃虫; 蛹; 恒温; 变温; 线性模型; 非线性模型; 发育率; 估测
中图分类号: Q968　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2009) 06-0640-11

Estimating developmental rates of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) pupae at constant and alternating temperatures by nonlinear models

WU Kun-Jun[1], GONG Pei-Yu[1], RUAN Yong-Ming[1,2] (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: Developmental durations (d) of *Helicoverpa armigera* (Hübner) pupae were determined at constant temperatures from 15 to 37℃ and alternating temperatures from 12/18 to 34/40℃ for comprehensive analyses on insect development in relation to temperature. Both linear model and nonlinear models (Logan model, Lactin model and Wang model) were used to fit the observed data, and these nonlinear models gave a more accurate description of temperature-dependent developmental rates with the coefficients of determination (R^2) ranging from 0.9878 to 0.9991. Further fitting various numbers of the observed data showed that so long as six cases of them distributed in the proper way, these nonlinear models could estimate pupal developmental rate with high satisfaction. On the other hand, lack of the data at high temperature would give a false prediction. A possible cause for difference between developmental rates of the pupae at constant and alternating temperatures is illustrated. The strong and weak points of the three nonlinear models when applied to estimate the pupal developmental rate are commented. The results suggest that the nonlinear models may be of significant value in improving prediction of insect pest occurrence as well as rearing and management of beneficial insects as alternative to linear degree-day model.

Key words: *Helicoverpa armigera*; pupae; constant temperature; alternating temperature; linear models; nonlinear models; developmental rate; estimation

温度是影响昆虫生长发育的主要环境因素之一,昆虫生长发育的快慢通常用其发育历期(d)或历期的倒数(1/d),即每天完成的发育率(developmental rate)表示。许多研究表明,昆虫发育率与温度之间是一种复杂的曲线关系:从发育起点温度开始,昆虫的发育率随着温度的升高而逐渐加快,然后加速增加到最大值,此后随着温度的继续升高,发育率快速下降直至昆虫死亡(Logan *et al*., 1976; Wang *et al*., 1982; Briere *et al*., 1999; Liu *et al*., 2002; Herrera *et al*., 2005)。文献中曾用不同的数学公式或模型描述昆虫发育率与温度之间的这种关系,其中线性日·度模型和逻辑斯蒂(logistic)

作者简介: 吴坤君,男,1938 年生,江苏扬中市人,研究员,研究方向为昆虫生理生态学, E-mail: kunjunwu@263.net
收稿日期 Received: 2008-12-28; 接受日期 Accepted: 2009-02-19

公式是早期最常见的两种方法，它们虽然应用简便，但并不能全面反映昆虫在其能存活的整个温区内的发育率变化情况。20 世纪 70 年代非线性回归模型的研发（Logan *et al.*, 1976）是该领域研究的一个重要突破，此后有多个非线性模型相继问世（Sharpe and DeMichele, 1977；Taylor, 1981；王如松等，1982；Hilbert and Logan, 1983；Lamb *et al.*, 1984；Lactin *et al.*, 1995；Briere *et al.*, 1999）。这些模型都能在不同程度上更全面地描述昆虫或螨类发育率与温度之间曲线关系。

为了深入分析和探讨昆虫发育与环境温度的关系，我们利用棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner）蛹在系列恒温和变温下的发育率测定数据，选用常见的 3 个非线性模型分别进行拟合，均获得相当满意的结果。在此基础上，进一步研究了用非线性模型预测昆虫发育率所需要的最少观测数据例数。根据拟合结果，讨论和评价了这 3 个非线性模型的优、缺点，指出了用非线性模型替代线性日・度模型进行害虫发生预测和益虫饲养管理的合理性和必要性。

1　材料和方法

1.1　供试昆虫

以室内连续饲养多代的棉铃虫蛹作为研究对象。选择棉铃虫蛹是因为在用人工饲料饲养的例行实验（27℃，L14：D10）中经常有大量多余的老龄幼虫，稍作处理即可利用。同时，蛹期不取食，无需频繁检查，化蛹和羽化时间也易于确定。

1.2　温度处理

试验在人工气候箱内进行，温度误差 ±1℃，分别在恒温和交替变温下测定蛹的发育历期。变温幅度 6℃，每天在比相应恒温高 4℃ 的条件下处理 8 h，然后移至比相应恒温低 2℃ 的条件下处理 16 h，使日均温度等于相应的恒温。

将老熟幼虫置于含土（含水量约 8%）的指形管内，待其入土后即转移到设定的温度下处理，每天 9:00 检查化蛹或羽化数一次并区分性别。处理期间无光照，及时在管内补充水分，保持适当湿度。每处理供试的两性蛹数均在 50 头左右。整个实验的工作量很大，历时数年完成。

1.3　数据的统计处理和模型的拟合

蛹在不同恒温和变温下的发育历期均以能羽化的成虫（不论正常与否）数为基础进行统计分析，由于雌、雄蛹的历期差异显著，分别统计，取历期的倒数（1/d）作为每天完成的发育率。通过 SPSS 10.0 软件绘制温度-发育率关系的散点图，根据散点图不同区段的特征和特定观测值的位点设定非线性模型中有关参数的起始值，选用以下 3 个在文献中引用较多、应用效果较好的非线性模型拟合观测数据。

Logan 模型：Logan 等（1976）在分析温度对迈叶螨 *Tetranychus mcdanieli* 发育的影响时，将两者之间关系的曲线分为两部分，一部分是从发育起点温度以上某个低温下的发育率随温度升高而增加到最大值时的单调上升型指数曲线，另一部分是发育率达到最大值后随温度继续升高而急剧降低的“边缘层”曲线，分别赋予两者数学函数表达式，然后整合成单一的非线性模型，它在文献中的常见形式是：

$$r(T) = \psi\{exp(pT) - exp[pT_m - (T_m - T)/\Delta T]\} \quad (1)$$

式中：$r(T)$ 表示温度 T 时的发育率，ψ 表示发育起点温度以上某个基础温度下的发育率，p 表示发育率随温度变化的指数增长率，T_m 表示致死高温，ΔT 表示“边缘层”宽度。Logan 模型是文献中引用最多的非线性模型之一。

Lactin 模型：Lactin 等（1995）仔细审视了 Logan 模型后，对该模型进行了两处修改，一是删除多余的参数 ψ，二是加入一个新的参数“λ”：

$$r(T) = \exp(pT) - \exp[pT_m - (T_m - T)/\Delta T] + \lambda \quad (2)$$

式中：参数 λ 表示估测的发育起点温度。近年来，Lactin 模型已被广泛用于分析多种昆虫发育率与温度的关系（Briere *et al.*, 1999；Roy *et al.*, 2002；Fantinou *et al.*, 2003；Gould *et al.*, 2005；Davis *et al.*, 2006；Chen *et al.*, 2006；Tsoukanas *et al.*, 2006；Kalaitzaki *et al.*, 2007；Zamani *et al.*, 2007）。

王氏模型：这是我国学者王如松等（1982）在归纳前人有关理论和经验公式的基础上推导出的非线性模型：

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp[-r(T - T_O)]}\{1 - \exp[-(T - T_L)/\delta]\}\{1 - \exp[-(T_H - T)/\delta]\} \quad (3)$$

式中：$V(T)$，r，T_H 和 δ 分别相当于 Logan 模型中的 $r(T)$，p，T_m 和 ΔT；K = 最大发育率（V_0）的 2 倍，T_0 = 最大发育率（V_0）时的温度，T_L = 发育起点温度。我国学者用该模型分析了温度对两种蚜虫（刘树生和孟学多，1989）和小菜蛾（Liu *et al.*, 2002）发育的影响，均获得满意的预测效果。

1.4　评价指标

用上述模型通过迭代法对观测数据进行拟合，

根据校正判定系数(adjusted coefficient of determination, R^2),残差平方和(residual sums of squares, RSS)以及预测的发育起点温度、最适温度和上限温度比较和评价拟合效果。

2　结果和分析

2.1　温度对棉铃虫蛹期发育的影响

棉铃虫蛹期发育对温度变化的反应很敏感,在恒温 31~32℃或变温 29/35℃以下,发育历期随温度的升高而缩短,在高于这些温度时,发育历期则随着温度的升高而趋于延长,尤其是高于恒温 34℃或变温 31/37℃时,发育历期大幅度延长。尽管进行了重复试验,但在恒温 32~34℃或变温 29/35~32/38℃之间仍然未能找出发育率由升高转为降低的明显转折点(表 1,图 1)。在恒温 38℃或变温 35/41℃下,蛹虽然能存活不同时间,但最终无一羽化,全部死亡。

表 1　棉铃虫蛹在恒温和变温下的发育历期(d)

Table 1 Developmental duration in day of pupae of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) at constant and alternating temperatures

温度(℃) Temperature	♀ CT	♀ AT	♂ CT	♂ AT
14		43.48 ±0.29 (49)		48.78 ±0.18 (50)
15	41.24 ±0.20 (50) a	37.32 ±0.25 (49) b	45.45 ±0.15 (41) a	41.68 ±0.24 (45) b
16	37.16 ±0.25 (32) a	32.89 ±0.17 (35) b	41.15 ±0.15 (31) a	35.09 ±0.22 (35) b
17	32.47 ±0.21 (32) a	28.09 ±0.19 (33) b	36.76 ±0.21 (32) a	31.25 ±0.19 (33) b
18	26.22 ±0.17 (27) a	23.76 ±0.16 (32) b	30.12 ±0.23 (30) a	26.53 ±0.12 (32) b
19	22.71 ±0.20 (35) a	19.27 ±0.19 (33) b	25.85 ±0.12 (40) a	21.55 ±0.16 (33) b
20	19.01 ±0.14 (35) a	17.44 ±0.17 (29) b	21.75 ±0.10 (35) a	19.69 ±0.12 (32) b
21	16.79 ±0.10 (36) a	15.56 ±0.10 (27) b	19.27 ±0.10 (35) a	17.89 ±0.09 (40) b
22	15.63 ±0.09 (32) a	14.50 ±0.15 (33) b	17.76 ±0.14 (32) a	15.83 ±0.18 (33) b
23	14.27 ±0.15 (34) a	12.58 ±0.10 (29) b	16.18 ±0.12 (29) a	14.16 ±0.14 (30) b
24	12.48 ±0.09 (29) a	11.43 ±0.10 (35) b	14.01 ±0.08 (37) a	12.82 ±0.12 (36) b
25	11.30 ±0.11 (39) a	10.48 ±0.08 (33) b	12.66 ±0.09 (34) a	11.48 ±0.11 (33) b
26	10.56 ±0.07 (39) a	9.93 ±0.08 (30) b	11.56 ±0.04 (39) a	10.89 ±0.07 (38) b
27	9.69 ±0.09 (50) a	9.27 ±0.08 (43) b	10.67 ±0.08 (35) a	10.28 ±0.09 (44) b
28	9.14 ±0.06 (33) a	8.56 ±0.04 (42) b	10.03 ±0.11 (31) a	9.60 ±0.07 (28) b
29	8.24 ±0.06 (33) a	8.27 ±0.07 (39) a	9.31 ±0.08 (33) a	9.21 ±0.08 (39) a
30	8.02 ±0.09 (27) a	7.94 ±0.08 (34) a	8.90 ±0.08 (30) a	8.76 ±0.07 (37) b
31	7.43 ±0.09 (35) a	7.72 ±0.05 (41) b	8.14 ±0.07 (37) a	8.51 ±0.10 (34) b
32	7.27 ±0.11 (32) a	7.79 ±0.05 (32) b	7.89 ±0.05 (26) a	8.53 ±0.10 (31) b
33	7.35 ±0.05 (31) a	7.81 ±0.11 (34) b	7.95 ±0.06 (29) a	8.51 ±0.11 (31) b
34	7.49 ±0.13 (32) a	7.97 ±0.09 (32) b	8.03 ±0.09 (32) a	8.71 ±0.06 (36) b
35	7.63 ±0.09 (52) a	8.37 ±0.08 (40) b	8.16 ±0.06 (49) a	8.84 ±0.08 (36) b
36	7.90 ±0.08 (74) a	8.85 ±0.08 (40) b	9.10 ±0.06 (98) a	9.82 ±0.12 (42) b
37	10.03 ±0.22 (17)		12.35 ±0.37 (11)	

表中数据为平均值 ± 标准误。Data in the table are mean ± *SE*. CT: 恒温 Constant temperature; AT: 变温,在比相应恒温高 4℃下处理 8 h, 然后在降低 6℃的条件下处理 16 h, 使日均温等于相应的恒温 Alternating temperature, exposed to 4℃ higher than the corresponding CT for 8 h, then to 6℃ lower than it for 16 h, so that the daily average temperature is equal to the respective CT. 括号内数字是羽化的成虫数,数据后有不同字母表示差异显著($P \leq 0.05$, t 检验)。The numerals in parentheses are number of adults emerged, and the data followed by different letters indicate significant difference at $P \leq 0.05$ by t test. 下同 The same for the following tables and figures.

图 1 是以表 1 中发育历期的倒数(1/d)，即每天完成的发育率与温度关系的散点图，它更直观地描述了温度对蛹期发育率影响的全貌：同样温度下，雌蛹发育率普遍大于雄蛹；在平均温度相同时，蛹在恒温和变温下的发育率的差异很大，只有在恒温 29～30℃(♀)和变温 27/33℃(♂)下，蛹发育率几乎相等；低于此温度时变温下的发育率均显著大于恒温下的相应值，高于此温度时则相反。

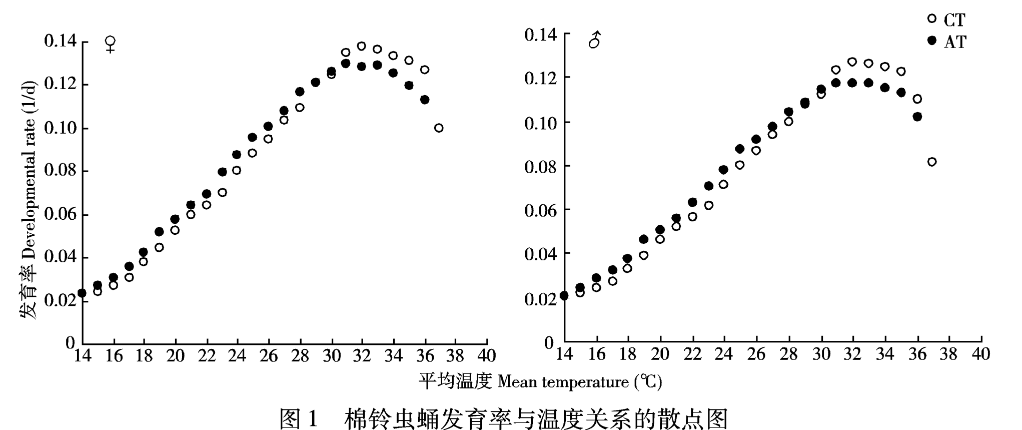


图 1　棉铃虫蛹发育率与温度关系的散点图

Fig. 1 Scatter diagram of developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae in relation to temperature

2.2　棉铃虫蛹期发育率与温度关系的拟合

2.2.1　用线性模型和 logistic 曲线模型拟合：棉铃虫蛹在恒温和变温下的发育率变化，只在一定温度区间与环境温度呈近似直线关系(图 1)。在整个实验温度范围内，用线性模型和 logistic 曲线模型拟合两者之间的关系都不能令人满意。以雌蛹在恒温下的发育率变化为例，用线性模型和 logistic 曲线模型拟合时的 R^2 分别约为 0.87 和 0.78 (表 2)，都不能反映发育率在高温区随温度升高而降低的特征(图 2)。

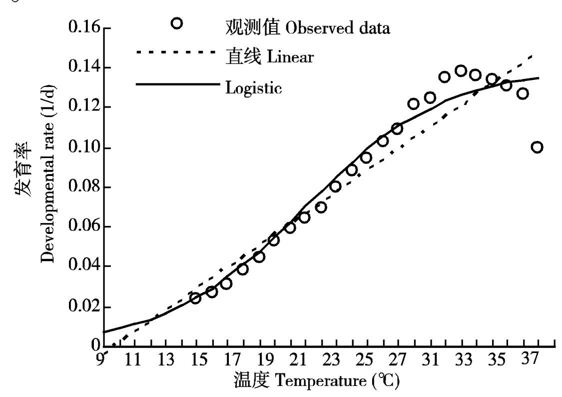


图 2　用线性模型和 logistic 模型拟合棉铃虫雌蛹在恒温下的发育率

Fig. 2　Development rates of *Helicoverpa armigera* pupae (♀) at constant temperature estimated linear and logistic models

2.2.2　用非线性回归模型拟合：用 Logan 模型、Lactin 模型和王氏模型拟合蛹在恒温和变温下发育率的效果都相当好(图 3)：R^2 均达到或大于 0.99，按 R^2 和 RSS 判断(表 3)，以王氏模型拟合效果最佳；Logan 模型不能预测发育起点温度(LT)，用王氏模型预测的 LT 普遍低于用 Lactin 模型预测的 LT；除用王氏模型预测雌蛹在变温下(DFA)的致死高温(UT)偏高外，3 个模型预测的最适发育温度(OT)和 UT 都接近于观测值。从表 3 可以看出，R^2 与 RSS 的关系是前者越大，后者越小。因此，只需 R^2 即可判断用非线性模型拟合结果的准确性。

表 2　用线性模型和 Logistic 曲线模型估测棉铃虫蛹在恒温和变温下的发育率

Table 2 Developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae at constant and alternative temperatures estimated by linear and logistic models

模型 Model		预测方程 Prediction equation	R^2	LT
DFC	线性 Linear	$y=0.005427x-0.05272$	0.8651	9－10
	Logistic	$y=1/(7.1429+929.76\times0.8011^x)$	0.7766	－
DMC	线性 Linear	$y=0.004918x-0.04846$	0.8272	9－10
	Logistic	$y=1/(7.6923+874.39\times0.8098^x)$	0.7514	－
DFA	线性 Linear	$y=0.005307x-0.04658$	0.9057	6/12－7/13
	Logistic	$y=1/(7.6923+1\,824.39\times0.7631^x)$	0.7554	－
DMA	线性 Linear	$y=0.004892x-0.04433$	0.9156	7/13－8/14
	Logistic	$y=1/(8.3333+1\,330.35\times0.7828^x)$	0.8648	－

DFC，DMC：分别表示雌、雄蛹在恒温下的发育率 Indicating developmental rates of female and male pupae at constant temperatures, respectively; DFA，DMA：分别表示雌、雄蛹在变温下的发育率 Indicating developmental rates of female and male pupae at alternating temperatures, respectively. LT：发育起点温度 Threshold temperature (℃). 下同 The same for the following tables.

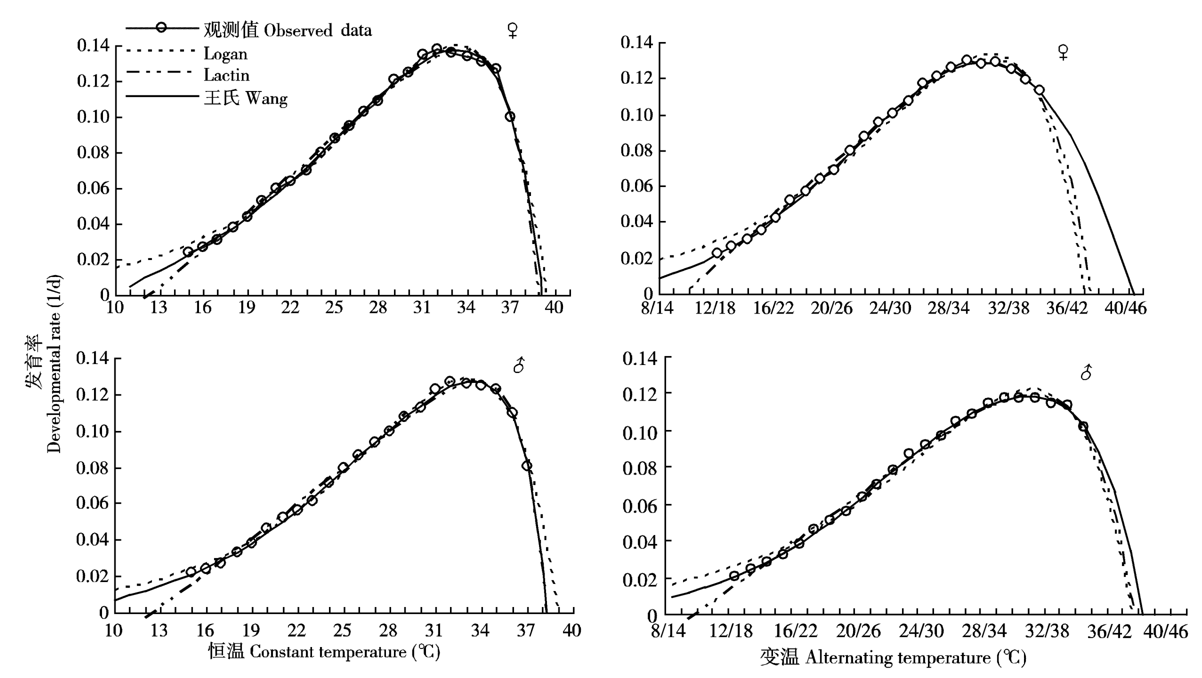


图 3 用 Logan，Lactin 和王氏模型估测棉铃虫蛹在恒温和变温下的发育率

Fig. 3 Developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae at constant and alternating temperatures estimated by Logan, Lactin and Wang models, respectively

表 3 用 3 个非线性模型拟合棉铃虫蛹在不同温度下发育速率的准确度

Table 3 Accuracy of predicting developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae by the three nonlinear models fitted to observed data at different temperatures

指标 Criteria	DFC			DFA		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9942	0.9946	0.9972	0.9878	0.9956	0.9991
RSS ($\times 10^{-4}$)	2.0022	1.8499	0.9565	3.8367	1.3697	0.2859
LT	–	12 – 13	10 – 11	–	9/15 – 10/16	2/8 – 3/9
OT	33	34	33	31/37	31/37	30/36
UT	39 – 40	38 – 39	39 – 40	36/42 – 37/43	37/43 – 38/44	40/46 – 41/47

指标 Criteria	DMC			DMA		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9965	0.9949	0.9985	0.9903	0.9961	0.9991
RSS ($\times 10^{-4}$)	1.0383	1.5014	0.4370	2.5680	1.0262	0.2259
LT	–	12 – 13	7 – 8	–	9/15 – 10/16	2/4 – 3/3
OT	33	34	33	31/37	31/37	31/37
UT	38 – 39	38 – 39	38 – 39	37/43 – 38/44	37/43 – 38/44	37/43 – 38/44

OT：最适温度 Optimal temperature（℃）；UT：发育上限温度 Upper threshold temperature（℃）. 下同 The same for the following tables.

2.3 观测数据例数对用非线性模型拟合结果的影响

表 1 列出了蛹在恒温和变温下发育历期的观测数据各 23 例，实验温度几乎覆盖了蛹能存活的整个温区，获得这些数据既费时又费力，显然并非上策。然而，这些资料给我们提供了一个可靠的平台，可以从中任意选取若干例数据，探讨其对用非线性模型拟合结果的影响。

2.3.1 用非线性模型拟合蛹期发育率所需要的最少观测数据例数：按均匀分布原则从表 1 中选取不

同数据例数，用非线性模型拟合的结果表明，只要选取的数据分布恰当，即使只有 6 例数据，也能得到相当满意的预测效果（表 4）。以雌蛹在恒温下的发育率（RFC）为例，选取在 15，20，25，29，33 和 37℃下测定的 6 例发育率数据，用 Logan 模型、Lactin 模型和王氏模型拟合得到的 R^2 均接近或大于 0.99，对全部观测数据的校正判定系数（$R_{all}{}^2$）在 0.98 以上，预测的 LT，OT 和 UT（表 4，图 4）也与用这 3 个模型拟合全部观测数据的结果（图 3，表 3）相似。

当选取的观测数据减少到 5 例时，用 Logan 模型拟合的效果依然较好，但用 Lactin 模型拟合蛹在恒温下发育率（RFC，RMC）的结果失真，按全部观测数据计算，其预测值的 $R_{all}{}^2$ 仅 0.90 左右。用王氏模型拟合时因数据太少，迭代程序不能运行（表 5）。

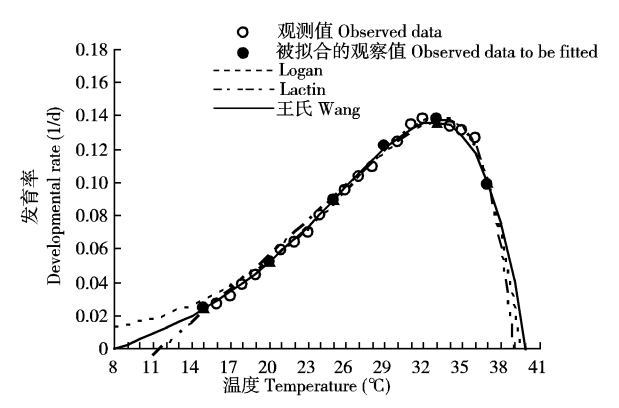


图 4　用 Logan 模型，Lactin 模型和王氏模型拟合 6 例观测数据估测棉铃虫雌蛹在恒温下的发育率

Fig. 4 Developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae (♀) at constant temperatures estimated by Logan, Lactin and Wang models fitted to 6 cases of observed data respectively fitted to the six observed data

表 4　用 3 个非线性模型拟合 6 例棉铃虫蛹发育率数据时预测结果的可靠性

Table 4 Reliability of prediction by 3 nonlinear models fitted to six cases of temperature-dependent developmental rates in pupal stage of *Helicoverpa armigera*

指标 Criteria	DFC[a]			DMC[a]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9948	0.9962	0.9998	0.9980	0.9968	1.0000
$R_{all}{}^2$	0.9919	0.9900	0.9919	0.9935	0.9899	0.9962
LT	–	11 – 12	8 – 9	–	11 – 12	9 – 10
OT	33	34	33	33	34	34
UT	39 – 40	38 – 39	39 – 40	38 – 39	38 – 39	38 – 39
PR	T	T	T	T	T	T

指标 Criteria	DFA[b]			DMA[b]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9862	0.9970	0.9998	0.9898	0.9979	0.9999
$R_{all}{}^2$	0.9828	0.9911	0.9967	0.9874	0.9928	0.9980
LT	–	8/14 – 9/15	3/9 – 4/10	–	8/14 – 9/15	5/11 – 6/12
OT	31/37	31/37	30/36	31/37	31/37	30/36
UT	37/43 – 38/44	37/43 – 38/44	40/46 – 41/47	37/43 ~ 38/44	37/43 – 38/44	39/45 – 40/46
PR	T	T	T	T	T	T

$R_{all}{}^2$：对全部观测值的校正判定系数 Adjusted coefficient of determination for all observed data（Kvalseth，1985）. PR：对全部观测数据预测的可靠性 Predictive reliability for the all the observed data：T = 正确 True；F = 失真 False. 下同 The same for the following tables. a：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 15，20，25，29，33 and 37℃；b：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 12/18，17/23，22/28，26/32，30/36 and 34/40℃.

2.3.2　观测数据分布对拟合结果的影响：按 2.3.1 节的方法选取 6 例温度-发育率数据，但这些数据的分布偏于低温或高温一侧时，用非线性模型拟合的结果差别很大。

当选取的数据偏于低温区、测定的最高温度为 32℃或 29/35℃，即观测的发育率最大时，用 3 个非线性模型对选定的 6 例数据的拟合效果仍然较好（$R^2 > 0.97$），但对全部数据的拟合结果，除个别例

外，普遍不佳(R_{all}^2 < 0.93)，甚至出现 R_{all}^2 < 0 的极度失真现象(表6)。对雌蛹在恒温下发育率的拟合结果清楚地表明，失真现象主要出现在缺乏选入数据的32℃以上高温区(图5)。

当选取的数据偏于高温区、测定的最低温度为恒温20℃或变温17/23℃时，用3个非线性模型对选定的6例数据和全部观测数据的拟合结果都相当满意，其 R^2≥0.99，R_{all}^2≥0.98，但用王氏模型预测的LT显然太低(表7)。

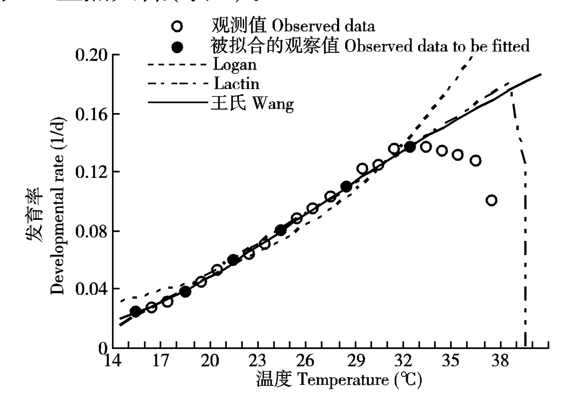


图5 用Logan模型，Lactin模型和王氏模型拟合指定的6例发育率观测值预测棉铃虫雌蛹在恒温下的发育率

Fig. 5 Development rates of *Helicoverpa armigera* pupae (♀) at constant temperature predicted by Logan, Lactin and Wang models fitted to 6 indicated cases of observed data, respectively

3 讨论

3.1 发育速率与发育率

研究昆虫发育与温度的关系时普遍采用昆虫发育历期的倒数(1/d)描述其发育的快慢，后者的英文是"developmental rate"，其中文一直沿用"发育速率"表述。仔细推敲起来，这种表述方式值得商榷："速率"是指"运动的物体在单位时间内所经过的距离"(现代汉语词典，p1 086)，其中的时间和距离都应该有具体度量单位。发育历期的倒数(1/d)并不具备这种属性，它是指每天完成发育的比率。因此，本文将这个术语简称为"发育率"。

3.2 变温和恒温对昆虫发育的不同影响

昆虫在自然条件下所处的环境温度是不断变化的，而研究温度对昆虫发育影响的试验一般都在恒温下进行。许多研究表明，在恒温下的试验结果并不能完全反映昆虫在自然条件下的真实情况(Back, 1983; Hanula *et al.*, 1987; 刘树生和孟学多, 1989; Liu *et al.*, 1995, 2002; Fantinou *et al.*, 2003; Davis *et al.*, 2006)。我们的测定结果也清楚地表明恒温和变温对棉铃虫蛹发育的不同影响：在低温区，蛹在变温下的发育比在恒温下快，在高温区则相反，只有在个别中间温度下，蛹在恒温和变温下的发育率才比较接近(图1)。导致这种现象的原因可能是多方面的，昆虫在恒温下发育率与温度之间的曲线关系显然是其中的一个重要因素。以表1中的数据为例，简要剖析如下：在恒温24～37℃之间，实测的蛹发育率与温度之间大体上呈抛物线关系(图6)，按照试验设计，平均温度为31℃的变温是在29℃和35℃下分别处理16 h和8 h。这样的变温处理下，蛹每天实际完成的累计发育率(0.1311÷24×8 + 0.1214÷24×16 = 0.1246)显然比在31℃恒温下

表5 用3个非线性模型拟合5例棉铃虫蛹发育率数据时预测结果的可靠性

Table 5 Reliability of prediction by the three nonlinear models fitted to five cases of temperature-dependent developmental rates in pupal stage of *Helicoverpa armigera*

指标 Criteria	DFC[a]		DMC[a]		DFA[b]		DMA[b]	
	Logan	Lactin	Logan	Lactin	Logan	Lactin	Logan	Lactin
R^2	0.9975	0.9988	0.9989	0.9967	0.9906	0.9988	0.9983	0.9983
R_{all}^2	0.9881	0.9026	0.9947	0.8989	0.9807	0.9872	0.9859	0.9903
LT	–	11–12	–	11–12	–	8/14–9/15	–	9/15–10/16
OT	33	36	33	36	31/37	31/37	31/37	31/37
UT	39–40	37–38	38–39	37–38	37/43–38/44	36/42–37/43	36/42–37/43	35/41–36/42
PR	T	F	T	F	T	T	T	T

a：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 15, 20, 26, 32 and 37℃；b：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 12/18, 17/23, 23/29, 29/35 and 34/40℃. 用王氏模型拟合5例数据时，由于数据太少，迭代不能运行。There are fewer cases than the iteration to operate when Wang model is applied to the 5 cases of data.

表 6　用 3 个非线性模型拟合棉铃虫蛹在 6 个指定温度下发育率数据时预测结果的可靠性

Table 6 Reliability of predicting developmental rates in pupal stage of *Helicoverpa armigera* by the three nonlinear models fitted to the six selected observed data

指标 Criteria	DFC[a]			DMC[a]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9706	0.9979	0.9997	0.9982	0.9951	0.9998
$R_{all}{}^2$	0.0857	0.7034	0.7881	0.9867	0.6375	0.6360
LT	–	11 – 12	2 – 3	–	12 – 13	< –10
OT	43	38	> 50	33	43	> 50
UT	44 – 45	39 – 40	> 50	38 – 39	45 – 46	> 50
PR	F	F	F	T	F	F

指标 Criteria	DFA[b]			DMA[b]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9964	0.9968	0.9997	0.9975	0.9964	0.9998
$R_{all}{}^2$	0.4701	< 0	0.9076	0.7405	< 0	0.9280
LT	–	8/14 – 9/15	< –8/–14	–	9/15 – 10/16	< –8/–14
OT	29/35	29/35	> 48/54	29/35	29/35	> 48/54
UT	34/40 – 35/41	29/35 – 30/36	> 48/54	34/40 – 35/41	29/35 – 30/36	> 48/54
PR	F	F	F	F	F	F

a：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 15, 18, 21, 24, 28 and 32℃；b：拟合的温度-发育率数据 Fitted to the cases at 12/18, 15/21, 18/24, 21/27, 25/31 and 29/35℃.

表 7　用 3 个非线性模型拟合棉铃虫蛹在 6 个指定温度下发育率数据时预测结果的可靠性

Table 7 Reliability of predicting developmental rates in pupal stage of *Helicoverpa armigera* by the three nonlinear models fitted to the six selected observed data

指标 Criteria	DFC[a]			DMC[a]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9967	0.9937	0.9985	0.9988	0.9966	0.9988
$R_{all}{}^2$	0.9907	0.9884	0.9915	0.9932	0.9888	0.9926
LT	–	13 – 14	< –30	–	13 ~ 14	< –30
OT	33	33	33	33	34	33
UT	39 – 40	39 – 40	40 – 41	38 – 39	38 – 39	38 – 39
PR	T	T	T	T	T	T

指标 Criteria	DFA[b]			DMA[b]		
	Logan	Lactin	王氏 Wang	Logan	Lactin	王氏 Wang
R^2	0.9870	0.9938	0.9980	0.9903	0.9970	0.9987
$R_{all}{}^2$	0.9785	0.9889	0.9970	0.9812	0.9901	0.9955
LT	–	10/16 – 11/17	< –28/–34	–	10/16 – 11/17	< –28/–34
OT	31/37	31/37	30/36	31/37	31/37	30/36
UT	37/43 – 38/44	38/44 – 39/45	42/48 – 43/49	37/43 – 38/44	37/43 – 38/44	40/46 – 41/47
PR	T	T	T	T	T	T

a：拟合的观测数据 Fitted to the cases at 20, 23, 26, 29, 33 and 37℃；b：拟合的观测数据 Fitted to the cases at 17/23, 20/26, 23/29, 26/34, 30/36 and 34/40℃.

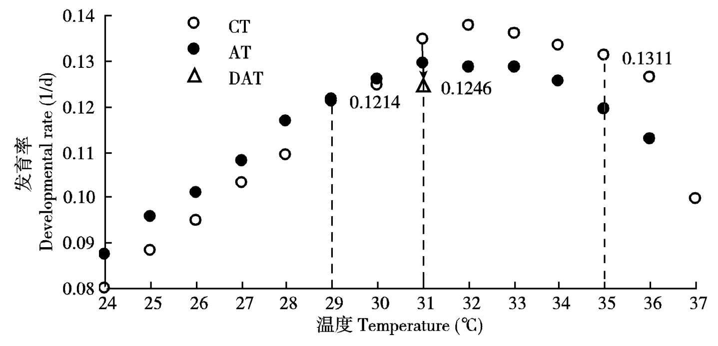


图 6 雌蛹在恒温(CT)和变温(AT)下发育率差异原因的图解

Fig. 6 Diagram for differences between developmental rates of *Helicoverpa armigera* pupae (♀) at constant (CT) and alternating (AT) temperatures

DAT:29/35℃变温下的计算值 Developmental rate calculated at alternating temperature (29/35℃).

的观测值小得多(见图 6 中箭头所示)。反之,蛹在低温区变温下的发育必然比在恒温下更快些。因此,根据恒温下的实验数据分析和预测昆虫在自然变温条件下的发育进度时,要根据具体情况进行适当修正。至于变温本身是否直接影响昆虫的发育,已有学者探讨(Wagner *et al*., 1984;刘树生和孟学多,1989;Liu *et al*., 1995),不再赘述。

3.3 温度对昆虫发育影响的预测

在昆虫能存活和发育的温度范围内,其发育率与温度之间是一种复杂的曲线关系(图 1),用简单的线性模型或 logistic 模型来描述这种复杂的关系无疑会产生相当大的偏差(图 2),与之相比,用非线性模型描述和预测温度对昆虫发育的影响要准确得多(图 3,表 3)。可靠的实验数据是应用数学模型进行分析的基础。从理论上说,这样的数据越多,用非线性模型预测的结果越可靠,但在实践中,大家都希望用较少的时间获得足够的必要数据。本文从全部观测数据中分别选取若干例,用非线性模型拟合的结果表明,只要实验设计得当,获得 6 组分布合适的温度-发育率数据,用这 3 个非线性模型拟合都可以得到满意的预测效果(图 4,表 4,6),又好又快地完成科研任务。限于篇幅,本文只能列举选取若干例观测数据,用非线性模型拟合的结果。实际情况复杂得多,有时用某个非线性模型拟合测定数据可能失效,在这种情况下,需要检查或适当改变模型中某些参数的初始值,也可以改用其他非线性模型拟合,只要测定数据分布合理,一般都能获得满意的效果。

R^2 是评判用非线性模型拟合实验数据优劣的主要依据,这只是指对既定数据的拟合情况。在试验数据有限、分布不尽合理时,只根据 R^2 来判断拟合和预测效果未必可靠。如表 6 所示,用 3 个非线性模型拟合 6 组数据时,表面看来效果很好,R^2 都在 0.97 以上,但由于这些数据的分布偏于低温一侧,根据全部观测值和各自对应预测值计算的判定系数 R_{all}^2,除少数例外,普遍不佳。为了全面评价在数据较少时用非线性模型预测棉铃虫蛹的发育情况,本文采用了两个辅助指标:R_{all}^2 和发育起点温度(LT)、最适温度(OT)、上限温度(UT)(表 4,7)。在通常情况下,无法计算 R_{all}^2,只能根据模型输出的 LT,OT 和 UT,辅之以预测图形(图 4,5),判断其预测结果是否可靠。

3.4 3 个非线性模型应用效果的评价

从模型的复杂性来看,王氏模型居首(含 6 个参数),其余 2 个模型只含 4 个参数。用非线性模型进行迭代运算前,必须恰当地设置有关模型中参数的初始值,这就意味着模型中涉及的参数越多,对观测值的数量及其分布情况的要求越严格。例如,用 Logan 模型拟合 5 例观测数据也能获得较好结果,在同样条件下,王氏模型则不能运行(表 5)。

按 R^2 的大小判断,王氏模型优于其他模型。然而,表 3 所列的 12 个 R^2 值在 0.9878 ~ 0.9991 之间,差异并不大,预测效果都很好。

LT 是我们希望预测的种群参数之一。由于昆虫在临近 LT 的低温下发育极慢,常导致其最终死亡,实际上不可能通过实验准确测定昆虫的 LT (Herrera *et al*., 2005),只能利用数学模型估计其 LT。如表 3 所示,Logan 模型不能估测 LT;与 Lactin 模型相比,用王氏模型预测的 LT 更低些,该模型估测雌、雄蛹在变温下的 LT 分别为 2/8 ~ 3/9℃ 和 -2/4 ~ -3/3℃,考虑到棉铃虫在蛹期的滞育特性,根据经验和常识来判断,这种估计值很难接受。在

表7 中，用王氏模型预测蛹发育的 R_{all}^2 都大于 0.99，但预测的 LT 竟然低于 -30℃或 -28/ -34℃，更是难以置信。

综上所述，这 3 个非线性模型各有长短：Logan 模型和 Lactin 模型比较简单，应用方便，可以获得满意的预测结果，前者的缺点是不能估计 LT，后者估计的 LT 比较接近现实。王氏模型比较复杂，预测结果更精确些，但有时预测的 LT 过低，很难接受。

近年来许多研究表明，与目前广泛应用的线性模型相比，用非线性模型预测昆虫的发育更准确、更可靠（刘树生和孟学多，1989；Macro *et al.*, 1997；Lopez *et al.*, 2001；Liu *et al.*, 2002；Fantinou *et al.*, 2003；Herrera *et al.*, 2005）。现在的研究结果表明：只要实验设计得当，有 6 个分布合适的观测数据，即可选用适当的非线性模型预测昆虫的发育（表4，5；图4），配合线性模型通常也要 5 个观测数据；就计算过程而言，用非线性模型预测昆虫的发育似乎更复杂些，但计算机的普及已使繁琐的计算过程变得相当便捷。至于 SPSS 统计分析软件的应用和操作，已有几个版本的中文教材可供参考。我们要切实贯彻科学发展观的精神，及时更新观念，逐步采用非线性模型分析和预测温度对昆虫发育的影响，使我国的害虫预测预报和益虫的饲养管理工作提高到一个新的水平。

参考文献（References）

Beck SD, 1983. Insect thermoperiodism. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 91 - 108.

Briere JF, Pracros P, Le Roux AY, Pierre JS, 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.*, 28(1): 22 - 29.

Chen WL, Leopold RA, Morgan DJW, Harris MO, 2006. Development and reproduction of the egg parasitoid, *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Hymenoptera: Mymaridae) as a function of temperature. *Environ. Entomol.*, 35(5): 1 178 - 1 187.

Davis JA, Radcliffe EB, Rasdale DW, 2006. Effect of high and fluctuating temperatures on *Myzus persicae* (Homonoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.*, 35(6): 1 461 - 1 468.

Fantinou AA, Perdikis DC, Chatzoglou CS, 2003. Development of immature stages of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) under alternating and constant temperatures. *Environ. Entomol.*, 32: 1 337 - 1 342.

Gould L, Venette R, Winograd D, 2005. Effect of temperature on development and population parameters of *Copitarsia decolora* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 34(3): 548 - 556.

Hanula JL, Debarr GL, Berisford CW, 1987. Threshold temperature and degree-day estimates for development of immature southern pine coneworms (Lepidoptera: Pyralidae) at constant and fluctuating temperatures. *J. Econ. Entomol.*, 80: 62 - 64.

Herrera AM, Dahlsten DD, Tomic-Carruthers N, Carruthers RI, 2005. Estimating temperature-dependent developmental rates of *Diorhabda elongata* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent of saltcedar (*Tamarix* spp.). *Environ. Entomol.*, 34: 775 - 784.

Hilbert DW, Logan JA, 1983. Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acarididae). *Environ. Entomol.*, 12: 1 - 5.

Kalaitzaki AP, Lykouressis DP, Perdikis DCH, Alexandrakis VZ, 2007. Effect of temperature on development and survival of the parasitoid, *Pnigalio pectinicornis* (Hymenoptera: Enlophidae) reared on *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environ. Entomol.*, 36(3): 497 - 505.

Kvalseth TO, 1985. Cautionary note about R^2. *Am. Stat.*, 39: 279 - 285.

Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R, 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.*, 24: 68 - 75.

Lamb RJ, Gerber GH, Atkinson GF, 1984. Comparison of development rate curves applied to egg hatching data of *Entomoscelis Americana* Brown (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.*, 13: 868 - 872.

Liu SS, Chen FZ, Zalucki MP, 2002. Development and survival of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) at constant and alternating temperatures. *Environ. Entomol.*, 31: 221 - 231.

Liu SS, Meng XD, 1989. The change pattern of development rates under constant and variable temperatures in *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi*. *Acta Ecol. Sin.*, 9: 182 - 190. [刘树生，孟学多，1989. 桃蚜、萝卜蚜发育速率在恒温和变温下的变化规律研究. 生态学报，9: 182 - 190]

Liu SS, Zhang GM, Zhu J, 1995. Influence of temperature variation on rate of development in insects: Analysis of case studies from entomological literature. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 88(2): 107 - 119.

Logan JA, Wollkind DJ, Hoyt SC, Tanigoshi LK, 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.*, 5: 1 133 - 1 140.

Lopez C, Sans A, Asin L, Eizaguirre M, 2001. Phenological model for *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 30: 23 - 30.

Macro V, Taberner A, Castanera P, 1997. Development and survival of immature *Aubeonymus mariaefranciscae* (Coleoptera: Curculionidae) at constant temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90: 169 - 176.

Roy M, Brodeur J, Cloutier C, 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environ. Entomol.*, 31(1): 177 - 187.

Sharpe PJH, DeMichele DW, 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.*, 64: 649 - 670.

Taylor F, 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.*, 117: 1 - 23.

Tsoukanas VI, Papadopoulos GD, Fantinou AA, Papadoulis GTH, 2006. Temperature-dependent development and life table of *Iphiseius*

degenerans (Acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.*, 35(2): 212 –218.

Wagner TL, Wu HI, Sharpe PJH, Coulson RN, 1984. Modeling insect development rate: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 208 –225.

Wang RS, Lan ZX, Ding YQ, 1982. Studies on mathematical models of the relationship between insect development and temperature. *Acta Ecol. Sin.*, 2: 47 –57. [王如松, 兰仲雄, 丁岩钦, 1982. 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究. 生态学报, 2: 47 –57]

Zamani AA, Talebi A, Fathipour Y, Baniameri V, 2007. Effect of temperature on life history of *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae), two parasitoids of *Aphis gossypii* and *Myzus persicae* (Homonoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.*, 36(2): 263 –271.

(责任编辑:袁德成)